数理解析研究所講究録
第 1663 巻 2009 年 164-169

1 栄養塩利用下での 1 年生草本と多年生草本の共存

静岡大学創造科学技術大学院 学振 PD
Graduate School of Science and Technology, Shizuoka University.
岩田 繁英 (Shigehide Iwata)[1]

1 はじめに

植物の生活様式のひとつとして 1 年生と多年生がある．一生のうちに一度きりの繁殖をもつ 1 年生植物（本稿では簡単のために 1 年生植物の一生は 1 年間としよう）と一生の間に何度でも繁殖を行う多年生植物である．これら 2 つのタイプの植物は生態系の中で空き地をめぐり競争しながら共存している．しかし，1 年生植物は死亡率，繁殖効率という点からも多年生に比べて次の点で劣ると推測される．理由のひとつに 1 年生植物の死亡率 δ_a は常に $\delta_a = 1$ であり，多年生植物の死亡率 δ_p は $0 < \delta_p < 1$ であること，ふたつに 1 年生は繁殖機会が一度であるが，多年生植物では複数回となることがあげられる．この意味で 1 年生植物の生存は非常に難しいように思われる．

Charnov and Schaffer (1973) は幼生, 種子等の未成熟な個体の期間は死亡率が非常に高く，未成熟である期間を生き残れば死亡率が低くなる状態を仮定する．この時 1 年生個体が多年生生物集団の増殖率に達するまでにより多くの種子生産を必要とする．そのため多年生よりも 1 年生の方が不利であるとした．一方，Cole(1945) の指摘した Cole のパラドックス（Cole, 1945）では多回生繁殖を行う種は一回生繁殖よりも不利との指摘をした．Cole はまったく死なず無限に生き続け，毎年子供を 10 だけ生産する生物と，毎年 11 だけ子供を生んですぐに死んでしまう生物の集団の増殖率は大差ない．この意味で，多年生植物 (多回生繁殖) が進化するためには特別な状況でなければならないと指摘した．

本稿では多年生の特徴は繁殖のない期間が許容され，1 年生では繁殖のない期間は許容されない点に注目して 1 年生と多年生植物の共存問題を考える．1 年生のみが生存すれば 1 年生のほうが有利，多年生のみが生き残れば多年生の方が有利，そして共存すれば拮抗状態にあると捉える事ができる．未成熟個体（種子等）を生産するか，しないかという繁殖戦略が栄養塩量に依存する仮定の下で，多年生の繁殖戦略の違いが二種間の共存，優位関係にどのような影響を与えるかについて調べる．1 年生，多年生植物はともに栄養繁殖を行う．特に，あるひとつの栄養塩により成長が制限されている状態を仮定する（例えば，リンによる制限であればリンの量が多ければ成長は促進され，リンの量が少なければ成長は阻害される）．この時，多年生植物は栄養塩量の大小に依存した多年生植物の繁殖戦略（繁殖を行うか行わないか）を決断すると仮定する．最終的に繁殖戦略の違いと死亡率，未成熟個体（種子等）の生産数の関係性が 1 年生植物の共存と多年生植物の共存に対する影響について考察する．

[1]本研究は特別研究員奨励費の助成を受けたものである．

2 モデル

植物個体の一生はロッタリーモデル (Chesson and Warner, 1981) を基礎とする．ロッタリーモデルでは次世代個体の占有割合は生き残りと新規加入個体による．新規加入個体は，前世代の個体に死亡により生成された空き地に対して各種の未成熟個体の割合数に応じて侵入・定着する．ここで，一年生植物の占有割合を P_1, 多年生植物の占有割合を P_2, そして，植物が利用できる栄養塩の量を x とするとモデルは次のように記述される：

$$\begin{aligned} P_{1,t+1} &= (P_{1,t}+\delta_2 P_{2,t})\tfrac{\beta_1(\alpha_1(x_t))P_{1,t}}{\beta_1(\alpha_1(x_t))P_{1,t}+\beta_2(\alpha_2(x_t))P_{2,t}} \\ P_{2,t+1} &= (1-\delta_2)P_{2,t}+(P_{1,t}+\delta_2 P_{2,t})\tfrac{\beta_2(\alpha_2(x_t))P_{2,t}}{\beta_1(\alpha_1(x_t))P_{1,t}+\beta_2(\alpha_2(x_t))P_{2,t}} \\ x_t &= B-b_1P_{1,t}-b_2P_{2,t} \end{aligned} \tag{1}$$

ここで，B は全体の栄養塩で定数をとり，$\alpha_i(x)=m_ix/(a_i+x)$ は栄養摂取関数を示し，δ_2 は多年生植物の死亡率，b_i は単位植物個体が体内に含有する栄養塩量 ($B>b_i\ i=1,2$), β_1, β_2 をそれぞれ 1 年生植物の繁殖率，多年生植物の繁殖率とし下記の反応を示す：

$$\beta_1(\alpha_1(x_t))=c_1\alpha_1, \tag{2}$$

$$\beta_2(\alpha_2(x_t))=\begin{cases} c_2(\alpha_2(x_t)-l_2) & (\alpha_2(x_t)\geq l_2) \\ 0 & (0<\alpha_2(x_t)<l_2) \end{cases} \tag{3}$$

c_i は摂取した栄養塩を未成熟個体生産に利用する際の変換効率，l_2 は多年生植物が繁殖を開始する栄養塩量の閾値とする．

3 結果

3.1 単位個体内に含有する栄養塩量がすべて等しい場合 ($b_1=b_2=b$)

生物学的に言えば 1 年生個体と多年生個体の体内に含まれる栄養塩量が等しい場合を考える．この時，系について下記の定理が成立する：

定理 1. 系 (1) において $b_1=b_2=b$ としよう．すると次の関係性が成立する：

1. $\beta_1(\alpha_1(B-b))>\beta_2(\alpha_2(B-b))/\delta_2$ ならば 1 年生植物が生存し，多年生植物は絶滅する
2. $\beta_1(\alpha_1(B-b))<\beta_2(\alpha_2(B-b))/\delta_2$ ならば多年生植物が生存し，1 年生植物は絶滅する

証明. 系 (1) より $P_{1,t+1}+P_{2,t+1}=P_{1,t}+P_{2,t}=K(>0)$（定数）．$b_1=b_2=b$ より $x=B-b$ (定数)．系 (1) に $P_{1,t}=K-P_{2,t}$ を適用すると，

$$\begin{aligned} P_{2,t+1} &= \left\{1-\delta_2+(P_{1,t}+\delta_2P_{2,t})\frac{\beta_2(\alpha_2(x_t))}{\beta_1(\alpha_1(x_t))P_{1,t}+\beta_2(\alpha_2(x_t))P_{2,t}}\right\}P_{2,t} \\ &= \left\{1+\frac{\beta_2(\alpha_2(B-b))/\delta_2-\beta_1(\alpha_1(B-b))}{\beta_1(\alpha_1(x_t))P_{1,t}+\beta_2(\alpha_2(x_t))P_{2,t}}\delta_2(K-P_{2,t})\right\}P_{2,t} \end{aligned}$$

ゆえに $\beta_1(\alpha_1(B-b)) > \beta_2(\alpha_2(B-b))/\delta_2$ ならば，$\lim_{t\to\infty} P_{2,t} = 0$（多年生植物絶滅）．$\beta_1(\alpha_1(B-b)) < \beta_2(\alpha_2(B-b))/\delta_2$ ならば，$\lim_{t\to\infty} P_{2,t} = K$（多年生植物生存）． □

3.2 単位個体内に含有する栄養塩量が異なる場合 ($b_1 < b_2$)

一般に，1 年生植物の含有する栄養塩量は少なく，多年生植物の含有する栄養塩量は多いだろうから，$b_1 < b_2$ とする．ここで，系 (1) での平衡点の存在条件，安定条件を表. 1 としてあげておいた．現在この条件についてより詳しく解析中である．そこで，この解析結果を数値計算した．その結果が図. 1 となる．パラメータとして $\delta_2 \in [0,1]$ $m_1 = m_2 = 0.5$, $a_1 = 1.0$, $a_2 = 1.5$, $c_1 = 2$, $c_2 \in [0,40]$, $B = 1$, $b_1 = 0.1$, $b_2 = 0.8$ (a) $l_2 = 0.05$, (b) $l_2 = 0.1$, (c) $l_2 = 0.15$, (d) $l_2 = 0.17$ をとりあげた．図. 1 (a)-(d) では多年生植物が未成熟個体をより多く産めば産むほど平衡点の安定性は失われていく．一方で死亡率が高ければ高いほど系は安定していることが分かる．更に l_2 の増加に従い，図. 1 (a) から (d) にいくほど，つまり，多年生植物が未成熟個体を生産するために必要な栄養塩量が増加していくにつれて，安定な領域は増加していく．一方，どのような状況下でも l_2 を増加しすぎると多年生植物の生存は不可能となり，中程度であれば共存する可能性がある事が分かった．

表 1: 平衡点の存在と安定性．ここで，$\alpha_i^{-1}(\cdot)$ は α_i の逆関数で $x^* = W + CP_1^*$，$W = B - b_2$，$C = b_2 - b_1$．

平衡点 (P_1, P_2)	存在条件	安定条件
$(0,1)$	$\frac{\alpha_2^{-1}(l_2)-W}{C} \le 0$	$\delta_2 < \frac{\beta_2(\alpha_2(W))}{\beta_1(\alpha_1(W))}$
$(1,0)$	常に存在	$\delta_2 > \frac{\beta_2(\alpha_2(W+C))}{\beta_1(\alpha_1(W+C))}$
(P_1^*, P_2^*)	$0 < \frac{\alpha_2^{-1}(l_2)-W}{C} < 1$ $\frac{\beta_2(\alpha_2(W+C))}{\beta_1(\alpha_1(W+C))} \gtrless \delta_2 \gtrless \frac{\beta_2(l_2)}{\beta_1(\alpha_1(\alpha_2^{-1}(l_2)))}$	$\delta_2 \frac{\partial\beta_1(\alpha_1(x))}{\partial P_1}\Big\|_{x=x^*} < \frac{\partial\beta_2(\alpha_2(x))}{\partial P_1}\Big\|_{x=x^*}$

4 まとめと今後の課題

1 年生と多年生が安定的に共存するためには多年生植物がより不利になる必要がある (図. 1 (a)-(d))．これは Cole のパラドクストは異なる視点である．つまり，Cole のパラドクスでは多年生植物のほうが不利であるとなっていた．しかし，本稿での結果は多年生植物（多回繁殖）

が中程度に不利になれば1年生植物の侵入を許すために共存できる．この意味で，多年生植物（多回生繁殖）のほうが不利な状況である．一方，多年生植物の未成熟個体生産数 c_2 が増加すればするほど系は不安定となる事が明らかとなった．この場合，不安定化が多年生植物の生存に対して存続可能最少個体数サイズ (Pullin，2002：200 年後の遺伝的多型性の 90 %が保存されるために必要な集団の大きさ) を下回るレベルの効果があるならば，多年生植物はより自分達にとって有利な選択をしたようで，かえって不利な選択をする事になる．一方で，多年生植物に対して個体数サイズを減少させる効果のないレベルであれば多年生植物の生存にとって有利であり，共存という観点からも望ましいと考えられる．本稿のモデルは競争関係を含んだ状況で一年生植物，多年生植物のどちらが有利であるかを考えるいい題材になるだろう．Cole のパラドックスに対して個体群動態や共存の問題という視点からひとつ答えを出す可能性がある．数学的な興味を言えば，本モデルでは図．1 (b), (c) おいて c_2 が更に増加した領域においてはカオスが起こることが示唆される（図．2）．生物学的には Murphy (1968) の毎年の子が極めて大きく変動する環境の下では親が長生きするほうがよいとの結果もある．この研究と本稿での結論の関連性についても今後考察していく必要性がある．

参考文献

[1] Cole, L. C. (1954), The population consequence of life history phenomena., Q. Rev. Biol., **29**, 103–137.

[2] Charnov, E. L. and W. M. Schaffer (1973), Life history consequence of natural selection: Cole's result revised., Am. Nat., **107**, 791–793.

[3] Chesson, P. and R. R. Warner, 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive system. Am. Nat., **117**, 923-943.

[4] Murphy, G. I. (1968), Pattern in life history and the environment. Am. Nat., **102**, 390–404.

[5] A. S. Pullin, 2002. Conservation Biology, Cambridge University Press.

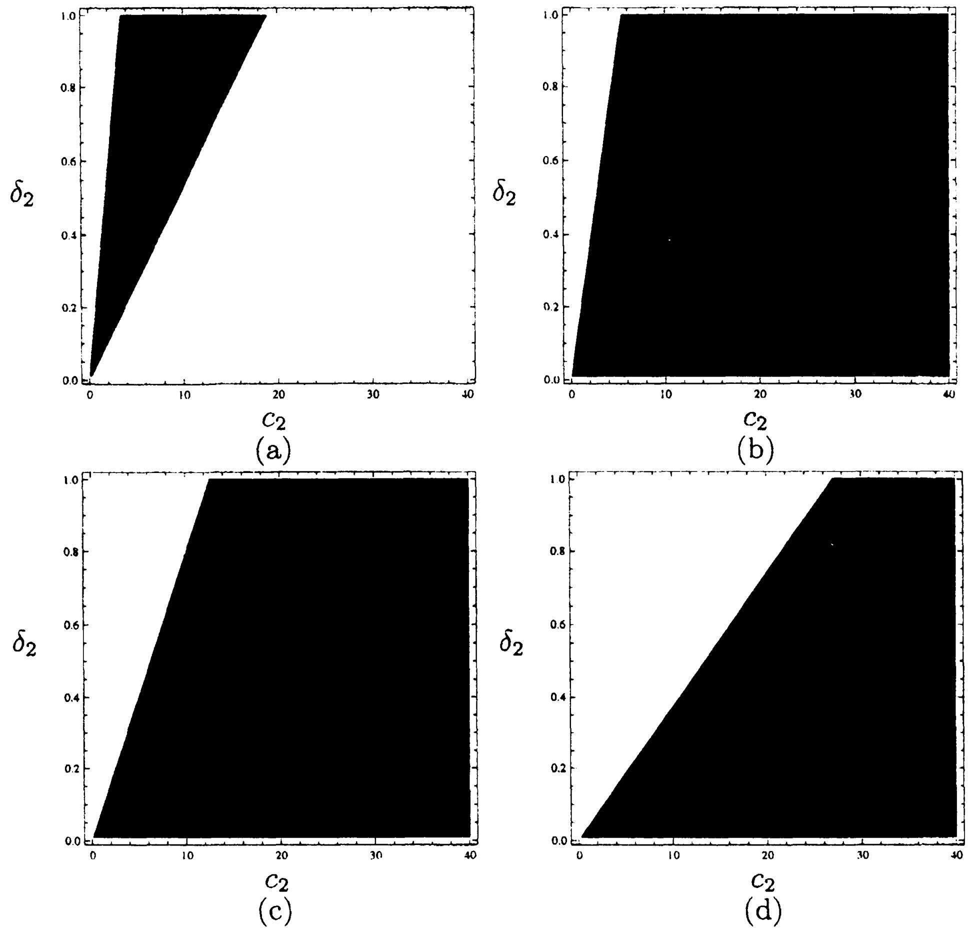

図 1: $c_2 - \delta_2$ 平面. 青色の領域は内部平衡点がただひとつ存在し安定である領域を示し，赤の領域は内部平衡点は存在するが不安定である領域を示している.$\delta_2 \in [0,1]$ $m_1 = m_2 = 0.5$, $a_1 = 1.0$, $a_2 = 1.5$, $c_1 = 2$, $c_2 \in [0,40]$, $B = 1$, $b_1 = 0.1$, $b_2 = 0.8$ (a) $l_2 = 0.05$, (b) $l_2 = 0.1$, (c) $l_2 = 0.15$, (d) $l_2 = 0.17$.

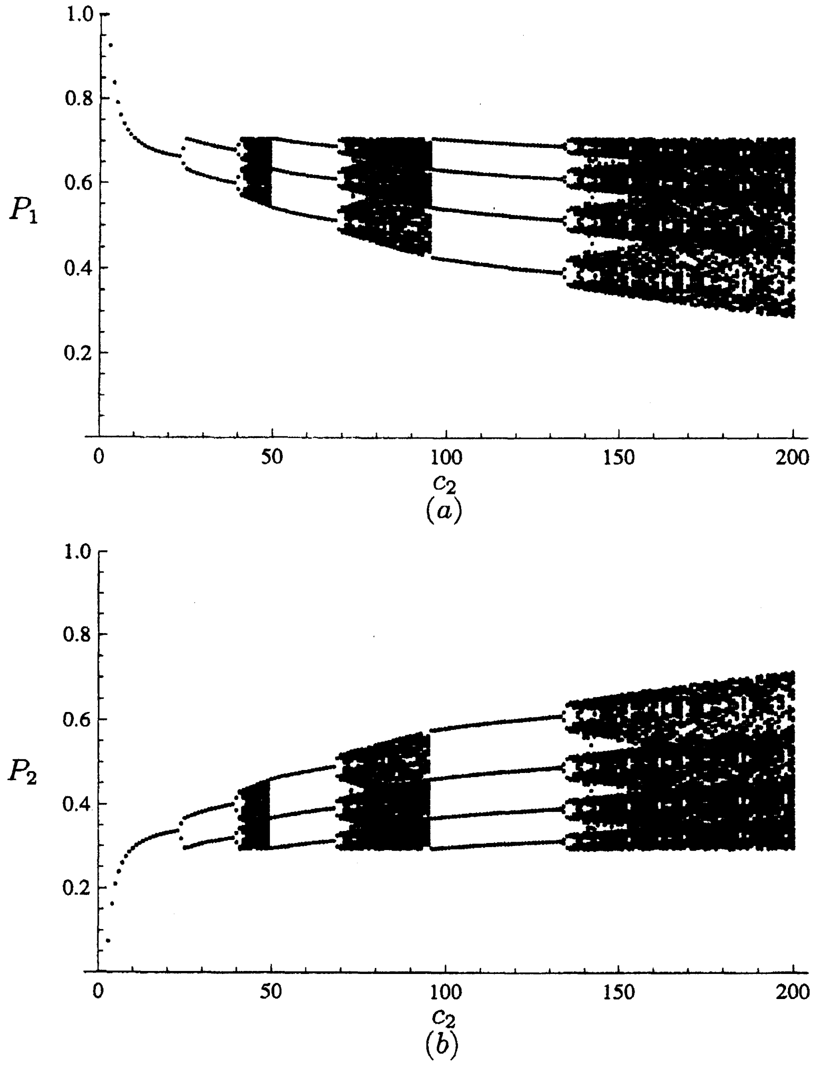

図 2: 分岐図. (a)$c_2 - P_1$ 空間の分岐図. (b)$c_2 - P_2$ 空間の分岐図. $\delta_2 = 0.2$, $l_2 = 0.15$, $c_2 \in [0, 200]$, 他のパラメータは図. 1 と同様.